

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DE LA

Résistance des Nerfs à la Fatigue

THÈSE

POUR LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue publiquement le Vendredi 1^{er} Juin 1894.

PAR

Mayer-Simon LAMBERT

CHEF DES TRAVAUX DU LABORATOIRE DE PHYSIOLOGIE

Né le 26 septembre 1870, à Luxembourg (Grand-Duché)

Examineurs: { MM. CHARPENTIER, président.
NICOLAS, professeur.
RENÉ, agrégé.
PRENANT, agrégé.

Le Candidat répondra aux questions qui lui seront faites sur les diverses parties de l'enseignement médical.

PARIS

GEORGES CARRE, ÉDITEUR, 3, RUE RACINE

1894



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555809_0001

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DE LA

Résistance des Nerfs à la Fatigue

THÈSE

POUR LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue publiquement le Vendredi 1^{er} Juin 1894.

PAR

Mayer-Simon LAMBERT

CHEF DES TRAVAUX DU LABORATOIRE DE PHYSIOLOGIE

Né le 26 septembre 1870, à Luxembourg (Grand-Duché)

Examineurs: { MM. CHARPENTIER, président.
NICOLAS, professeur.
RENÉ, agrégé.
PRENANT, agrégé.

Le Candidat répondra aux questions qui lui seront faites sur les diverses parties de l'enseignement médical.

PARIS

GEORGES CARRÉ, ÉDITEUR, 3, RUE RACINE

1894

FACULTÉ DE MEDECINE DE NANCY

Doyen : M. HEYDENREICH I Q.

Doyens honoraires : MM. STOLTZ C *, I Q, TOURDES O *, I Q.

Professeurs honoraires : MM. STOLTZ C *, I Q, TOURDES O *, I Q. COZE *, I Q,
V. PARISOT *, I Q, HERRGOTT *, I Q, HECHT *, I Q, BEAUNIS *, I Q.

Clinique médicale.....	M. BERNHEIM *, I Q, professeur.
Clinique chirurgicale.....	M. GROSS, I Q, professeur.
Physique médicale.....	M. CHARPENTIER, I Q, professeur.
Médecine opératoire.....	M. CHRÉTIEN, I Q, professeur.
Clinique chirurgicale.....	M. HEYDENREICH, I Q, professeur.
Pathologie externe.....	M. WEISS, I Q, professeur.
Chimie médicale et toxicologie	M. GARNIER, I Q, professeur.
Clinique médicale.....	M. SPILLMANN, I Q, professeur.
Clinique obstétricale et Accouche- ments	M. A. HERRGOTT, I Q, professeur
Médecine légale.....	M. E. DEMANGE, I Q, professeur.
Hygiène	M. MACÉ, A Q, professeur.
Thérapeutique et Matière médicale....	M. SCHMITT, A Q, professeur.
Anatomie pathologique.....	M. BARABAN, I Q, professeur.
Anatomie descriptive	M. NICOLAS, A Q, professeur.
Histoire naturelle médicale.....	M. VUILLEMIN, chargé du cours.
Histologie.....	M. PRENANT, agrégé, chargé du cours
Pathologie gén. et Pathologie interne.	M. SIMON, A Q, agrégé, chargé du cours
Physiologie.....	M. RENÉ, A Q, agrégé, chargé du cours

COURS COMPLÉMENTAIRES

Clinique des maladies mentales	M. LANGLOIS *, A Q, chargé du cours.
Clinique des maladies des yeux	M. ROHMER A Q, agrégé libre, chargé du cours
Clinique des maladies des vieillards...	M. P. PARISOT A Q, agr., ch. du cours.
Clinique des maladies syphilitiques et cutanées.....	M. VAUTRIN, A Q, agrégé, ch. du cours.
Clinique des maladies des enfants.....	M. HAUSHALTER, agrégé, chargé du cours
Accouchements.....	M. REMY, A Q, agrégé, chargé du cours.

AGRÉGÉS EN EXERCICE

MM. GUÉRIN, A Q.
RENÉ, A Q.
VAUTRIN A Q.

MM. SIMON, A Q.
REMY, A Q.
P. PARISOT, A Q.

MM. HAUSHALTER.
FÉVRIER.
PRENANT.

AGRÉGÉS LIBRES: MM. SCHLAGDENHAUFFEN, *, I Q, ROHNER, A Q.

M. F. LAMBERT DES CILLEULS, *, A Q, Secrétaire.

La Faculté a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui sont présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'elle n'entend ni les approuver ni les imputer.

A LA MÉMOIRE DE MA GRAND-MÈRE

A MES PARENTS

A MES FRÈRES ET A MES SŒURS

A TOUS CEUX QUI ME SONT CHERS

A MONSIEUR LE PROFESSEUR CHARPENTIER

Hommage respectueux de son ancien préparateur

A MONSIEUR LE PROFESSEUR NICOLAS

Souvenir reconnaissant de ses bienveillants encouragements

A MON EXCELLENT MAITRE

MONSIEUR LE PROFESSEUR AGRÉGÉ RENÉ

A MONSIEUR E. GLEY, A MONSIEUR FRANÇOIS-FRANCK

A TOUS MES MAITRES

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION.	1
CHAPITRE PREMIER	
HISTORIQUE.	1
CHAPITRE II	
MODE D'EXPÉRIENCES.	15
§ 1 Technique.	15
§ 2 Elimination de l'atropine.	17
CHAPITRE III	
INFLUENCE D'UNE EXCITATION PROLONGÉE SUR LA SÉCRÉTION.	23
§ 1 Influence de l'intensité des courants.	23
§ 2 Influence du repos.	25
§ 3 Alternatives d'écoulement.	26
§ 4 Résistance à l'épuisement de la corde du tympan.	28
§ 5 Durée de l'effet vasodilatateur de l'excitation prolongée de la corde.	31
CHAPITRE IV	
DISCUSSION.	37
CONCLUSIONS.	42

NANCY. — IMP. DE G. CRÉPIN-LEBLOND, PASSAGE DU CASINO.

INTRODUCTION

Si nous ne savons rien sur la nature de l'agent nerveux, du moins pouvons-nous espérer arriver à sa connaissance par l'étude de ses manifestations.

Pour certains auteurs le nerf est un simple conducteur qui transmet une ondulation ; pour d'autres c'est un réservoir de forces de tension, comparable à une traînée de poudre où la décomposition d'une partie se propage rapidement aux parties voisines. On a essayé d'apporter des arguments pour ou contre ces théories en étudiant les modifications chimiques et thermiques du nerf excité. Malheureusement ces recherches délicates ont donné jusqu'ici des résultats contradictoires. Dans ces dernières années l'étude de la fatigue des nerfs a posé la question d'une autre façon. Se produit-il pendant l'activité des matériaux de déchet rendant bientôt le nerf incapable de fonctionner, ou ce dernier peut-il rester presque indéfiniment propre à transmettre une excitation ?

Cette étude est elle-même encore fort complexe. Il est difficile de déterminer la part de fatigue qui revient aux

centres, aux terminaisons, à l'organe qui les renferme ; plus difficile encore de produire artificiellement une activité comparable à celle qui a lieu dans le fonctionnement régulier de l'organisme. Aussi les recherches, peu nombreuses encore, ne sont-elles pas concordantes. Elles ont porté presque toutes sur les nerfs moteurs. Il m'a semblé utile, pour avancer vers la solution de la question, de varier les conditions expérimentales, et cela tout d'abord en m'adressant à d'autres catégories de nerfs. J'ai commencé cette étude par les nerfs sécrétoires. C'est sur la corde du tympan qu'ont porté mes expériences, entreprises sur les conseils de M. le professeur agrégé Gley, qui m'a donné la plus large hospitalité dans son laboratoire de l'Hôtel-Dieu, pendant le séjour que j'étais allé faire à Paris dans le but de visiter les divers services de physiologie. Je suis heureux de pouvoir lui exprimer ici ma profonde reconnaissance.

Bien que chaque expérience nécessitât un temps considérable, j'en ai exécuté un assez grand nombre. Néanmoins, pour ne pas me livrer à des répétitions inutiles, je n'en ai rapporté que quelques-unes, qui suffiront, je crois, à établir les faits que j'ai pu observer.

CHAPITRE PREMIER

Historique

Nerfs moteurs. — C'est à Bernstein (1) que l'on doit les premières recherches expérimentales sur la fatigue des nerfs. La fatigue des muscles avait déjà été étudiée par Weber et Kronecker qui avaient vu qu'elle augmentait avec l'intensité de l'excitant. Pour les nerfs la question était plus délicate, car la fatigue du muscle vient compliquer l'observation des phénomènes qui se passent dans le filet moteur que l'on excite. Bernstein vit tout d'abord que la fatigue d'un muscle arrive au bout du même temps lorsqu'on l'excite directement ou lorsqu'on excite le nerf qui produit sa contraction. Cette simple constatation montrait que la résistance du nerf à la fatigue est au moins égale à celle du muscle. Mais est-elle supérieure?

Certains faits, dit Bernstein, parlent à l'avantage du nerf : les nerfs sensibles sont souvent le siège de douleurs persistantes ; les centres nerveux peuvent fournir un long travail sans fatigue.

(1) Ueber die Ermüdung und Erholung der Nerven. — *Pflüger's Archiv. f. d. ges. Physiol.*, 1877, Bd. XV, p. 289.

Pour rendre la comparaison possible, il faut exciter le nerf en empêchant temporairement l'excitation de parvenir jusqu'au muscle, afin que celui-ci puisse être, au moment voulu, un réactif indicateur de l'activité du cordon nerveux. Bernstein y arrive en faisant passer dans le nerf, au voisinage du muscle, un courant constant. Cette électrotonisation rend inconductible la portion de nerf voisine de l'électrode positive. Le nerf, un sciatique de grenouille, est en même temps excité dans sa partie supérieure à l'aide des courants induits d'un chariot de Du Bois-Reymond, qui excitent également l'autre sciatique. Le muscle correspondant est tétanisé, tandis que le premier reste en repos. Mais la contraction musculaire s'affaiblit bientôt et disparaît au bout de quelques minutes. Si alors on ouvre le courant constant, le premier muscle entre en tétanos. Il est donc clair que le nerf se fatigue moins que le muscle.

Le sens du courant constant est indifférent. Il faut l'éloigner le plus possible du point d'excitation afin de pouvoir considérer comme disparus les changements d'excitabilité qu'il produit au voisinage des électrodes : on sait qu'à l'électrode supérieure le nerf serait moins excitable si le courant constant est descendant, plus excitable s'il est ascendant. Dans le cas où l'on emploie ce dernier, il se produit parfois à l'ouverture un tétanos de Ritter qu'il ne faudrait pas attribuer à l'excitation. Il est facile de voir d'où il provient en ouvrant et fermant alternativement la clef de tétanisation.

La méthode employée par Bernstein ne lui permit pas de prolonger ses expériences, car un long passage du

courant produit après son ouverture une inconductibilité persistante. L'excitation appliquée au nerf est alors inefficace. On sait donc seulement que le nerf se fatigue moins que le muscle, mais on ne peut pas dire combien de temps il peut résister.

Pour étudier la restauration du nerf, Bernstein opère sur une grenouille vivante. La cuisse et le membre inférieur sont fixés par un lien à la planchette, le gastrocnémien relié au myographe de Pflüger. On place sur le plateau un poids de 35 grammes. Le processus de rétablissement va d'abord très lentement, puis augmente rapidement pendant un temps relativement court, pour progresser de plus en plus lentement à mesure que le nerf se rapproche de son état normal. On peut construire la courbe de ce rétablissement. Elle est légèrement convexe vers la ligne des abscisses, elle monte ensuite assez rapidement, puis passe par un point d'inflexion pour devenir concave en bas, et se termine en montant de plus en plus lentement, asymptote à un maximum.

Bernstein emploie d'autres excitants que l'électricité. Pour l'excitation mécanique, ne pouvant pas se servir du télanomoteur, on frappait avec le dos d'un couteau. Les résultats sont à peu près les mêmes, mais moins nets parce que le nerf se lèse facilement. L'excitant chimique était une solution d'acide lactique à 10 % dont Ranke a montré l'action fatigante sur le muscle. On se servait comme excitant calorifique d'un thermomètre sensible terminé par une fourche où s'engageait le nerf et qu'on chauffait à l'aide d'une spirale de platine reliée à une pile. Il faut agir très prudemment pour ne pas léser le nerf, mais si le rétablissement a lieu, il se fait comme précédemment.

Bernstein conclut de ses expériences que la fatigue du nerf se produit plus lentement que celle du muscle, mais qu'elle arrive au bout de cinq à quinze minutes (1).

Ce n'est que sept ans après le travail de Bernstein, que furent entreprises de nouvelles recherches sur la fatigue des nerfs.

Au cours d'expériences téléphoniques sur la variation négative du courant nerveux, Wedenskii remarqua qu'un téléphone dérivé sur un nerf excité continuait à résonner sans interruption, quinze, trente minutes, parfois même une heure. Il contrôla son observation à l'aide d'un galvanomètre.

(1) A Nancy, au mois de novembre 1880, pendant le cours de ses expériences sur la vitesse nerveuse, M. René, alors chef des travaux physiologiques, avait été amené à étudier la fatigue des nerfs. Nous trouvons le résultat de ses expériences préliminaires dans un cahier d'expériences du laboratoire. Voici ces expériences (inédites).

Grenouille, myographe de Marey, gastrocnémien et nerf sciatique préparés suivant la méthode de Bernstein. Excitation par courant induit (un élément Leclanché actionnant un chariot de Du Bois-Reymond, gradué avec le maximum à 40°). Courant continu ascendant sur le nerf pour établir un fort anélectrotonus au-dessus du muscle.

Dans un des cas relatés, les excitations ont duré trois heures sur le même nerf.

Au début, les contractions étaient produites par les excitations faibles à 5°, 6°, puis 8°, 9°. Une heure après il fallait rapprocher la bobine à 12°, puis 13°, enfin à 20°, puis 23°.

Deux heures après les contractions, fortes d'ailleurs, se produisaient par l'excitation du nerf, mais il fallait 27°, puis 30 et 33°. — L'excitabilité paraissait donc diminuée.

Mais dans toutes ces recherches, deux accidents se présentaient : d'abord le dessèchement du nerf. Pour voir si cette complication était importante, M. René plaça les deux nerfs sciatiques chacun sur les excitateurs dans les mêmes conditions, également tendus. Le sciatique d'un côté, étant laissé au repos dans cette position, pour le simple dessèchement, l'autre sciatique, soumis aux excitations pour la fatigue du nerf.

Pendant quatre heures, le nerf excité présenta les mêmes diminutions d'excitabilité que dans l'expérience précédente.

Il fallut successivement rapprocher la bobine de 10 à 25°.

A ce moment, le courant à 25° qui agit encore à la rupture sur le nerf fatigué

On tétanisait un nerf au moyen de courants induits égalisés. Une portion de nerf située au dessous, pouvait à volonté être mise en rapport avec un téléphone ou une boussole de Wiedemann. Les deux méthodes montrèrent la persistance de la variation négative pendant un temps considérable ; neuf heures dans quelques cas. Lorsqu'elle s'affaiblissait, il suffisait de faire une nouvelle coupe transversale pour lui redonner sa valeur primitive. Wedenskii (1) voulut, à l'exemple de Bernstein, déceler le fonctionnement du nerf par la contraction du muscle, et tenta d'abord d'employer une autre « barrière » que l'électrotonus. Il essaya le refroidissement d'une portion du nerf, puis un léger empoisonnement transitoire par le curare. Dans ce dernier cas, une excitation prolongée devait rester sans effet aussi longtemps que durerait l'action du curare ; mais quand cette substance aurait été éliminée, la contrac-

est conduit au nerf desséché : il ne se produit pas de contraction du muscle. De même à 26°, et c'est seulement à 27° que se produit la contraction. Donc il semble que la dessiccation aurait produit la même abolition d'excitabilité que les excitations du courant induit et même à un plus haut degré ; on pourrait également en tirer une conclusion favorable à la non-fatigue relative du nerf en disant que le nerf excité pendant trois heures, n'a pas été plus fatigué que le nerf mis au repos, la dessiccation étant égale des deux côtés. Le nerf non excité est d'ailleurs beaucoup plus desséché que le nerf fatigué, tous deux étant cependant également tendus sur les excitateurs. C'est une question à reprendre.

Un deuxième accident plus gênant se présentait. Si l'on employait pour l'anélectrotonus un courant moyen, il ne faisait pas ligature complète, obstacle au passage du courant induit, au-delà de 20° environ de la bobine. Si l'on prenait un courant ascendant plus fort, en très peu de temps, un quart d'heure après, des effets d'électrolyse se produisaient sur le nerf, et l'expérience ne pouvait être prolongée.

C'est ce qui a alors décidé M. René à interrompre cette série de recherches. On voit qu'il a été arrêté par les mêmes obstacles que Bernstein, l'électrolyse (inévitabile dans cette méthode) ; et il l'a précisément observée dans les mêmes délais, quinze minutes environ.

(1) Wie rasch ermüdet der Nerv ? — *Centralblatt f. d. med. Wiss.*, 1884, p. 65.

tion du muscle devait démontrer que le nerf n'était pas fatigué.

Ces tentatives, faites uniquement sur la grenouille, ne furent pas suivies de succès. Wedenskii réussit au contraire en employant une modification du procédé de Bernstein. Lorsque le nerf a été rendu inconductible dans une certaine partie de sa longueur au moyen d'un courant constant, on peut le maintenir dans cet état en affaiblissant beaucoup ce courant. On n'a plus alors à craindre, à l'ouverture, ni tétanos, ni cette inconductibilité persistante qui ne permit pas à Bernstein de poursuivre ses recherches.

On fait agir le courant constant affaibli alternativement dans les deux sens, à intervalles assez éloignés. Avec ces précautions, l'ouverture du courant rend presque immédiatement au nerf sa conductibilité, tandis qu'une nouvelle fermeture la lui enlève aussitôt. Une portion de nerf sciatique soigneusement préservée contre la dessiccation et éloignée d'au moins 15 millimètres du point de polarisation est tétanisée à l'aide d'une excitation d'intensité moyenne.

L'excitabilité du nerf est examinée toutes les 15 ou 30 minutes en ouvrant le courant polarisant. Il se produit alors un tétanos qui provient bien de la portion de nerf excitée, comme le prouve sa cessation après la fermeture de la clef de court circuit dans le courant secondaire.

Quelques expériences durèrent 6 heures sans qu'on put découvrir aucun signe d'épuisement du nerf. N'ayant pas prolongé l'excitation davantage, Wedenskii ne donne pas une limite vers laquelle se produirait la fatigue. Il pense que peut-être le nerf peut travailler sans fatigue et

sans relâche jusqu'à sa mort. Il se demande quel effet a une excitation permanente sur la mort ; si elle la hâte ou si au contraire elle la retarde.

L'ingénieuse méthode de curarisation qui avait échoué entre les mains de Wedenskii fut reprise avec plus de bonheur par Bowditch (1) qui employa d'autres animaux d'expériences. Ses premières recherches furent faites à Boston sur des chats ; il les continua plus tard à Leipzig dans le laboratoire de Ludwig et se servit de chiens. Chez la grenouille, en effet, le curare s'élimine mal ou ne s'élimine pas. Bowditch anesthésie un chat par l'éther ; un sciatique est mis à nu puis sectionné près du sacrum. On le place sur des électrodes, puis on isole le tibial antérieur qu'on attache à un myographe. Les électrodes sont mises en communication avec un appareil à chariot et on recherche le minimum d'intensité nécessaire pour produire le téтанos. Il fallait généralement un écartement des bobines de 30 à 35 centimètres. L'animal recevait une dose de curare (0,007 milligrammes à 0,01 centigramme) suffisante pour empêcher les contractions musculaires. On pratiquait la respiration artificielle, puis on excitait le nerf sans discontinuer. Au bout d'une heure et demie à deux heures, le curare s'éliminait, l'excitation déterminait des secousses musculaires qui devenaient progressivement plus fréquentes et plus violentes. On n'observait pas

(1) Note on the nature of the nerve force, *Journal of Physiology*, VI, 1885. Ueber den Nachweis der Uermüdlichkeit des Säugethiernerven, *Archiv. f. Anat. u. Physiol.*, de Du Bois Reymond, 1890, p. 505.

cependant de véritable tétanos. Si, lorsque le muscle commence à se contracter, on redonne une nouvelle dose de curare, on peut prolonger l'excitation au delà de quatre heures sans que le nerf soit épuisé.

Le fait qu'au début de la décurarisation il se produit des secousses et non pas un tétanos est dû à la façon dont s'élimine le poison, et non pas à la fatigue du nerf. Bowditch le démontre en excitant seulement quelques instants à de rares intervalles un nerf d'un animal curarisé. Dans ces conditions, il ne saurait être question de fatigue, et cependant on n'observe que des secousses lorsque le curare s'élimine. La courbe myographique est assez analogue à celle que l'on obtient au début de la curarisation. Les particularités observées doivent être rapportées à l'état dans lequel se trouvent, lorsque l'action du curare est incomplète, les terminaisons nerveuses.

En somme, le résultat d'une excitation faite sur un nerf d'un animal se décurarisant est le même, que ce nerf ait été laissé au repos ou qu'il ait été traversé par un fort courant d'induction. Le cordon nerveux possède donc une grande endurance. Bowditch ne croit cependant pas qu'il puisse résister à de fortes fatigues ou à une excitation illimitée.

Maschek (1) répète d'abord les expériences de Wedenskii. En employant comme obstacle au passage de l'excitation un courant constant faible dont on intervertit le sens de temps en temps, on peut observer la contraction musculaire après 12 heures d'excitation. La variation

(1) Ueber Nervenermüdung bei elektrischer Reizung. — *Sitzungsberichte der Wiener Akademie*, 1887, Abth. III, p. 109.

négative persiste de 2 à 15 heures et demie si l'on a soin de préserver le nerf de la dessication et de pratiquer de temps en temps une nouvelle section transversale.

Maschek se sert ensuite d'une autre méthode. Il abolit la conductibilité du nerf en un point déterminé entre la partie excitée et le muscle en l'éthérisant à cet endroit. A cet effet, on emploie un petit tube de verre en forme de T dont la branche horizontale est percée, au niveau de sa jonction avec la verticale de deux petits trous diamétralement opposés. On les bouche avec de la cire molle dans laquelle on fait ensuite des ouvertures de la grandeur du nerf ; et on y introduit ce dernier. On ajoute ensuite de chaque côté de la cire en prenant garde de léser le nerf. L'une des extrémités du tube horizontal est en relation avec un tube d'amenée de l'éther ; l'autre sert à sa sortie ; la branche verticale livre passage à l'air. La préparation névromusculaire est placée pendant toute la durée de l'expérience dans une chambre humide. Le point excité, long de 3 millimètres est éloigné de un centimètre et demi de la portion éthérisée ; la distance des bobines est de 18 à 25 centimètres. Si dans ces conditions on cesse l'éthérisation au bout de quelques heures, on voit encore le muscle se contracter.

On pourrait penser que l'absence de fatigue du nerf est due à l'action opposée des courants de fermeture et de rupture ; mais en employant uniquement des courants d'ouverture, Maschek n'a pas vu la fatigue se produire plus rapidement (1).

(1) Nous croyons au contraire que la rapidité de la fatigue dépend beaucoup de la nature de l'excitant employé. Lorsqu'on excite un sciatique de grenouille à

Tous les expérimentateurs précédents pensent que le nerf offre une grande résistance à la fatigue. Herzen (1) est d'un avis opposé : les nerfs seraient plus fatigables que les muscles et que les terminaisons nerveuses. De tout le chaînon neuro-musculaire, ce serait le cordon nerveux qui s'épuiserait le plus rapidement. Si la contraction musculaire produite par l'excitation du nerf moteur disparaît rapidement, c'est que cette excitation détermine dans le nerf des phénomènes inhibitoires.

De plus, dans les expériences de Wedenskii et de Bowditch, les courants de pile et l'intoxication curarique sont probablement un obstacle non seulement à la transmission, mais encore à la production de l'activité nerveuse. Le nerf ne serait pas actif tout le temps, mais ne commencerait à le devenir que lorsque le courant de pile est interrompu ou le curare éliminé.

Pour avoir une activité réelle, il faut employer l'excitant naturel. Herzen empoisonne un animal à l'aide d'une forte dose de strychnine. Il se produit un violent tétanos, sauf dans une extrémité postérieure dont on a préalablement sectionné le sciatique. L'animal meurt dès le premier ou le deuxième accès. On voit alors que le nerf coupé est excitable tandis que l'autre ne l'est pas. Mais les deux muscles sont également excitables ; de plus, la contraction obtenue est une contraction névromusculaire, l'appareil

l'aide de courants d'induction, le tétanos cesse au bout de deux ou trois minutes. Il persiste au contraire pendant plus d'un quart d'heure lorsqu'on se sert de courants sinusoïdaux.

(1) *De la nature des mouvements fonctionnels du cœur.* — Lausanne 1888 et *Bulletin de la Soc. Vaud. des Sc. Nat.*, 1886, 1887 et 1888.

terminal n'est donc pas épuisé; c'est le cordon nerveux qui se fatigue.

Pour expliquer la différence entre l'excitation naturelle et l'excitation artificielle, Herzen suppose que l'irritation physiologique n'agit que sur les fibres motrices, tandis que l'électricité agit à la fois sur les fibres motrices et inhibitrices que contient un nerf moteur.

Edes (1), à l'exemple de Wedenskii et Maschek, se sert du courant électrique d'action pour déceler l'activité du nerf. Un sciatique de grenouille est disposé sur des électrodes impolarisables dans une chambre humide. On excite sa partie supérieure à l'aide de courants induits fréquents qu'on interrompt seulement toutes les heures pendant une minute, le temps de lire la variation négative. Celle-ci persiste pendant 5 heures sans modification. Au bout de 14 heures elle peut encore être décelée, elle atteint alors le quart de sa valeur primitive, et n'est pas accrue par une nouvelle section transversale, au contraire de ce qui arrivait dans les expériences de Maschek.

Edes combat l'opinion d'Herzen. Il pense qu'il peut exister une contraction musculaire alors que les terminaisons nerveuses sont paralysées. La persistance de la variation négative dans un nerf curarisé est une preuve de son activité. Il croit d'ailleurs, après avoir répété l'expérience d'Herzen, pouvoir attribuer la fatigue au muscle.

La comparaison histologique faite par Edes entre les nerfs intacts et les nerfs fatigués ne semble pas lui avoir

(1) On the methode of the impulse in medullated fibre. — *Journal of Physiology*. Vol. XIII, n° 5, 1892.

donné des résultats bien nets. Peut-être les stries de Frohmann sont-elles moins prononcées dans le nerf excité.

Tour (1) conclut d'expériences faites dans le laboratoire de Wedenskii que la survie des nerfs est la même, qu'ils soient fatigués ou non. L'activité nerveuse ne serait donc accompagnée d'aucune fatigue et d'aucun épuisement.

Nerfs sensibles. — Bernstein étudie leur fatigue et la façon dont ils se rétablissent en utilisant les réflexes produits dans une extrémité postérieure par une excitation électrique constante de la peau. La courbe de rétablissement est la même que pour les nerfs moteurs.

Langendorff (2) en analysant les expériences de Bowditch, fait remarquer que des observations journalières faites sur l'homme semblent apporter la preuve de la grande endurance des nerfs sensibles. Quand par exemple des dents cariées sont le siège de vives douleurs, le mal ne cesse que pendant le repos de la nuit, et reprend le matin, au réveil, avec toute son intensité.

Nerfs d'arrêt. — Suggéré par Langendorff, Szana (3), étudie la façon dont se comportent les nerfs d'arrêt vis-à-vis d'une excitation prolongée par un artifice analogue à celui de Bowditch pour les nerfs moteurs.

(1) L. Frédéricq. — *Notice sur le Deuxième Congrès international de Physiologie*, p. 53.

(2) *Centralblatt f. die medic. Wissenschaft.*, 28 février 1891.

(3) Beitrag zur Lehre von der Uermüdlichkeit der Nerven. — *Arch. f. Anat. und Physiol.* de du Bois Reymond, 1891, p. 315.

On excite un pneumogastrique d'une façon continue chez un lapin non anesthésié et on injecte à l'animal une dose d'atropine suffisante pour paralyser les terminaisons du nerf. Lorsque le poison s'élimine, ce qui survient au bout de 5 à 6 heures, il se produit encore un ralentissement du cœur ; preuve que le pneumogastrique n'a pas été épuisé par une si longue excitation.

Szana expérimente sur le lapin parce que le nerf de cet animal peut être considéré comme fort peu excité à l'état physiologique ; les courants d'induction sont donc des excitants très forts. De plus l'élimination de l'atropine se fait chez lui assez rapidement.

Il est regrettable que Szana n'ait pas enregistré les phénomènes dont il était le témoin. Il se contentait d'une auscultation du cœur à l'aide du sthétoscope biauriculaire. Or, les battements sont très précipités chez le lapin. Dans une expérience leur nombre était de 330 par minute. Une numération exacte est difficile dans de telles conditions.

CHAPITRE II

Mode d'expériences

On a vu par l'exposé qui précède que la fatigue des nerfs sécrétoires n'a pas encore été l'objet de recherches expérimentales. On ignore ce qui se fatigue plus rapidement, du nerf ou de la glande ; on ne sait pas si la glande peut résister plus longtemps que le muscle. Dans le cas affirmatif, elle pourrait déceler d'une manière plus durable l'activité du cordon nerveux.

Aussi m'a-t-il paru intéressant d'entreprendre cette étude. Pour cela le plus simple était d'opérer sur ces nerfs comme Bowditch et Szana ont opéré sur les nerfs moteurs et d'arrêt.

On téтанiserait un nerf sécrétoire en paralysant momentanément la glande à l'aide de l'atropine. Dès que celle-ci s'éliminerait, il se produirait une sécrétion, si le nerf n'est pas épuisé.

I. — TECHNIQUE

Mes expériences ont porté sur la glande sous-maxillaire du chien. Au début je curarisais l'animal ; mais comme les faibles doses de curare employées pour l'im-

mobilisation excitaient la sécrétion salivaire et gênaient parfois l'action de l'atropine, je pratiquai ensuite la section du bulbe. La respiration était entretenue artificiellement. Une ligature était faite à l'aide d'un fil très fin sur la corde du tympan aussi près que possible du lingual. On sectionnait le nerf au-dessus de la ligature et on l'engageait dans un excitateur tubulaire qui était laissé au fond de la plaie. On plaçait dans le canal de Wharton une canule à laquelle était adapté un petit tube de caoutchouc. Le chien était alors porté dans une baignoire-étuve maintenue tout le temps de l'expérience à une température voisine de 38° (1). L'excitateur était mis en communication avec un chariot de Du Bois Reymond ou un appareil à courants sinusoïdaux (2). Les gouttes de salive qui s'écoulaient par le tube de caoutchouc tombaient sur la palette du levier d'un tambour enregistreur et s'inscrivaient par un trait vertical sur un papier noirci (3). La salive était recueillie dans des verres gradués qu'on changeait toutes les 20 minutes.

Je déterminais le courant minimum qui produisait un écoulement de salive, puis j'injectais une dose d'atropine suffisante pour le faire cesser. J'employais une solution de sulfate d'atropine au millième ; et je faisais dans la veine saphène externe des injections successives d'un quart de milligramme.

L'appareil à excitations était alors mis en marche,

(1) François-Franck. Archives de Physiologie, 1892, p. 113.

(2) Je devais cet appareil à l'obligeance de M. d'Arsonval auquel je suis heureux de pouvoir adresser mes remerciements pour ses précieux conseils.

(3) Voy. E. Gley, compte-gouttes inscripteur, *Soc. de Biol.*, 8 décembre 1888.

l'heure notée et l'enregistreur actionné de manière à déterminer exactement le temps au bout duquel l'écoulement salivaire reparaitrait.

II. — ÉLIMINATION DE L'ATROPINE

Cette expérience répétée un grand nombre de fois ne me donna pas tous les résultats que j'en attendais, à cause de la façon dont s'élimine l'atropine. Parfois cette substance arrête la salivation d'une manière si durable que l'animal meurt sans que l'écoulement ait reparu. D'autres fois la sécrétion n'est arrêtée que fort peu de temps, de telle façon qu'on ne peut avoir aucun renseignement sur la fatigue du nerf. La cause de ces différences nous a jusqu'ici complètement échappé.

Les deux tracés reproduits ci-contre, donnent des exemples d'élimination rapide dans les conditions rapportées dans les comptes-rendus de l'expérience qu'on trouvera plus loin. Je relate ensuite, à titre de comparaison, l'un des nombreux cas où il ne m'a pas été possible d'observer l'élimination.

On voit sur le tracé n° 2 que l'écoulement réapparaît 40 minutes après l'injection d'atropine et qu'il va en s'accéléralant, le nerf n'ayant pas cessé d'être tétanisé. Je reviendrai plus loin sur ce résultat.

Expérience du 14 novembre 1893

Chienne bâtarde, 15 kilogr. — Injection dans la plèvre de 4 centigrammes de curare. — Trachéotomie. — Recherche et section de la corde du tympan. — Sonde dans le canal de Wharton.

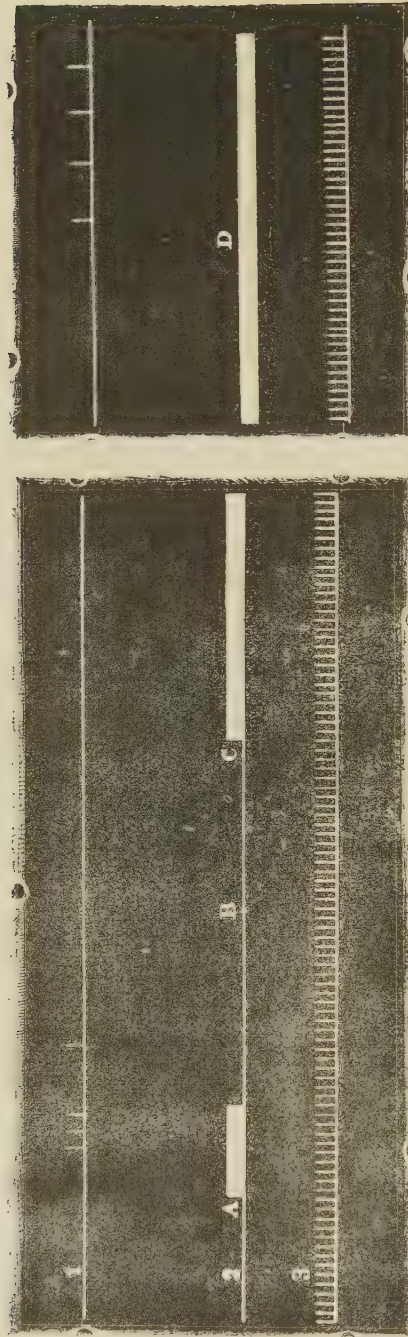


FIG. 1. — *Elimination rapide de l'atropine*

Chienne bâtarde, 15 kilogr., curarisée. — Excitation de la corde par courants induits (expérience du 14 novembre 1893).

1, Gouttes de salive. — 2, Signal des excitations. -- 3, Temps en secondes.

En A, excitation pendant quelques secondes, déterminant un écoulement de salive. — En B, injection de 1 milligramme d'atropine. — En C, reprise de l'excitation. — L'écoulement réapparaît 13 minutes plus tard, en D.

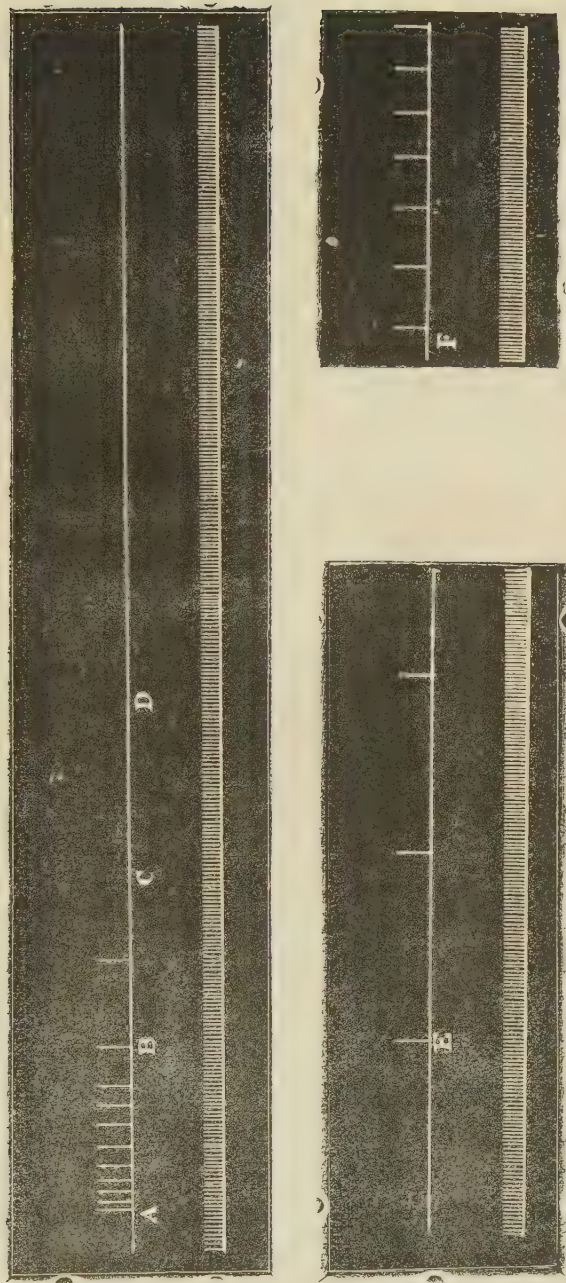


FIG. 2. — *Elimination rapide de l'atropine*

Chien braque, 17 kilogr. — Bulbe sectionné. — Excitation par courants sinusoïdaux (expérience du 4 février 1894).

Ligne supérieure, gouttes de salive. — *Ligne inférieure*, temps en secondes.

De A à B, excitation sinusoïdale produisant un écoulement. — En C, injection de 1/4 de milligr. d'atropine. — En D, reprise de l'excitation. — L'écoulement réapparaît 40' plus tard, en E et va en s'accroissant (F).

3 h. 20, excitation de la corde pendant 5 à 6 secondes.

3 h. 40, nouvelle excitation en inscrivant la sécrétion salivaire.

3 h. 50, excitation après installation de l'excitateur à demeure ; l'animal placé dans l'étuve. Courants induits, distance des bobines, 10 centimètres. La vitesse de l'écoulement est de 42 gouttes à la minute. On cesse l'excitation, et à

3 h. 52, injection dans la saphène externe de 0,001 milligr. d'atropine. L'écoulement s'arrête. L'animal effectuant quelques mouvements, on fait, à 4 h., une injection intra-veineuse de 2 centigr. de curare.

4 h. 5, l'écoulement de salive reparaît, mais moins rapide. On pratique alors 4 injections successives de 0,001 milligr. d'atropine.

A 4 h. 11, la sécrétion s'arrête de nouveau.

4 h. 27, écoulement d'une goutte.

4 h. 43, nouvelle goutte. L'écoulement, d'abord lent, devient progressivement plus rapide.

4 h. 51, 5 milligrammes d'atropine et 2 centigrammes de curare. L'écoulement de salive n'est pas complètement tari, et va en s'accélégrant. Il cesse tout à coup à 5 h. 16. On ouvre l'étuve quelques minutes après. L'animal est mort.

Il a fallu, dans cette expérience, employer des doses relativement considérables d'atropine pour abolir la sécrétion ; et cependant, elle a toujours rapidement reparu. L'arrêt a été de 11 minutes après une injection de 1 milligramme d'atropine. En injectant ensuite 4 milligr., l'arrêt a été de 32 minutes, si l'on fait abstraction de l'unique goutte tombée à 4 h. 27.

On pourrait penser que la sécrétion était due aux injections successives de curare qu'on a dû pratiquer.

Or, voici une autre expérience où les choses se sont passées d'une manière analogue bien qu'on ait pratiqué la section du bulbe.

Expérience du 4 février 1894

Chien braque, 17 kilogr. — Section du bulbe. — Trachéotomie. — Section de la corde du tympan qui est placée dans l'excitateur tubulaire. — Sonde dans le canal de Wharton. — L'animal est porté dans l'étuve.

Midi 45, excitation à l'aide des courants sinusoïdaux. Ecoulement abondant de salive, d'abord visqueuse, puis rapidement aqueuse.

1 h., injection dans la veine saphène externe de 1/4 de milligramme d'atropine. La sécrétion s'arrête.

1 h. 40, écoulement lent d'abord, mais qui va en s'accéléralant.

2 h., 1/4 de milligramme d'atropine. La sécrétion est extrêmement lente (une goutte toutes les 7 minutes).

2 h. 40, l'écoulement s'accélère, d'abord par phases irrégulières, puis d'une façon continue. A 2 h. 55, 6 gouttes par minute.

3 h., injection intra-veineuse de 1/4 de milligramme d'atropine. La sécrétion se ralentit, puis s'accélère de nouveau.

4 h., 1/4 de milligr. d'atropine. Nouveau ralentissement.

4 h. 30, mort de l'animal.

Expérience du 12 décembre 1893 (pas d'élimination de l'atropine)

Chien épagneul, 11 kilogr. — Injection de 0,03 centigr. de curare. — Trachéotomie et respiration artificielle. — La corde du tympan est placée dans l'excitateur.

A 11 h., excitation avec Ct. 10, écoulement abondant. On continue l'excitation.

12 h. 12, la quantité de salive écoulée est de 12 centimètres cubes. On injecte par quart de milligramme 2 milligrammes d'atropine. La sécrétion s'arrête et, à 5 h. 15, l'animal meurt sans qu'elle ait reparu.

On pourrait croire que lorsque l'atropine s'élimine lentement, la salivation ne réapparaît pas parce que la corde du tympan est fatiguée par une trop longue tétanisation. Il n'en est rien. Si, lorsqu'on se trouve en présence de semblable cas, on n'excite le nerf que pendant de courts instants, toutes les heures par exemple, il ne se produit pas d'écoulement salivaire.

Cette hypothèse est d'ailleurs réfutée, comme nous le verrons bientôt, par la façon dont se comporte la glande lorsqu'on excite son nerf d'une façon continue sans donner d'atropine.

CHAPITRE III

Influence d'une excitation prolongée sur la sécrétion

I — INFLUENCE DE L'INTENSITÉ DES COURANTS

J'employais, au début, pour tétaniser le nerf, l'appareil à chariot de Du Bois-Reymond, actionné par une pile de deux éléments Lalande et Chaperon, accouplés en série. L'écoulement commençait à se produire généralement lorsque les bobines étaient distantes de 10 centimètres et persistait avec un écartement plus considérable, 15 centimètres par exemple. Il semble qu'il faille vaincre une certaine inertie du nerf. La ténuité et la situation profonde de la corde du tympan m'ont empêché d'employer la faradisation unipolaire qui, comme l'a signalé M. le Professeur Charpentier, ne donne pas lieu à ce phénomène d'inertie (1).

L'écoulement ainsi produit se ralentit bientôt et cesse au bout d'un quart d'heure environ. Si l'on rapproche les bobines à la distance 10, il réapparaît, puis se ralentit et

(1) A. Charpentier. — Nouveaux faits d'excitation et d'inhibition des nerfs par la faradisation unipolaire. *Arch. de physiologie*, 1893, p. 709.

disparaît au bout d'une heure. Mais, si l'on emploie de forts courants induits, distance 5 ou 0, la salivation se rétablit et on n'arrive pas à la faire cesser.

L'action des courants induits faibles est moins persistante, sans doute parce qu'ils ont sur le nerf une action polarisante plus prononcée que les courants forts.

Expérience du 25 novembre 1893

Chien braque, 15 kilogr.

1 h. 30, injection dans la plèvre de 3 centigr. de curare. Respiration artificielle. Recherche de la corde et du conduit de Wharton.

1 h. 55, un centigr. de curare.

3 h., l'animal est placé dans l'étuve et les appareils disposés à demeure. Nouveau centigramme de curare.

3 h. 48, excitation de la corde à l'aide des courants induits, distance des bobines, 15 centimètres. L'écoulement ne se produit pas et ne commence qu'à la distance 10, mais persiste, une fois établi, lorsqu'on écarte de nouveau les bobines à la distance 15. Il s'écoule environ une quarantaine de gouttes de salive ; au bout de quelques minutes, il n'y a plus d'écoulement.

4 h. 5, excitation à 10. Sécrétion qui diminue graduellement pour être abolie après trois quarts d'heure environ. La salive est d'abord très visqueuse, puis plus liquide. On injecte à 4 h. 12 un, à 4 h. 20, 2 centigrammes de curare.

A 5 h. 5, la sécrétion a cessé. On rapproche les bobines à la distance 8. Il se produit un écoulement d'abord assez rapide qui se ralentit ensuite, mais persiste. En interrompant l'excitation 2 minutes, l'écoulement reprend avec plus de rapidité.

5 h. 50, écartement des bobines 5 cent., puis 0 ; sécrétion persistante. En alternant rythmiquement le repos et l'excitation, l'écoulement de salive est moins rapide, mais plus régulier.

7 h., fin de l'expérience.

II. — INFLUENCE DU REPOS

Si l'on vient à cesser l'excitation pendant quelques instants, on voit que l'écoulement reprend ensuite avec plus d'intensité. Le tracé ci-joint donne un exemple de ce phénomène que nous avons bien souvent constaté.

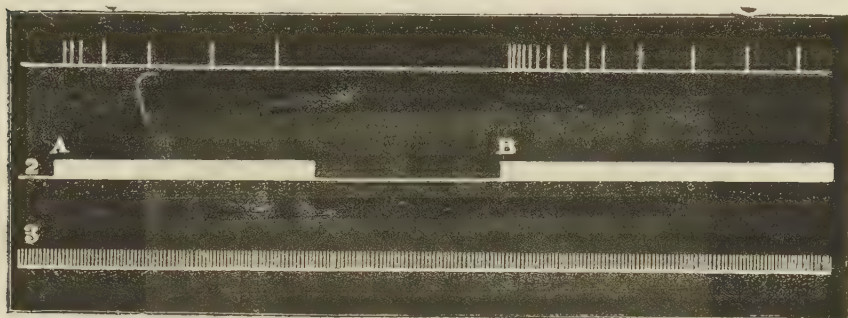


FIG. 3. — *Influence du repos*

Chien braque, 15 kilogr., curarisé. — Excitation de la corde du tympan par courants induits (distance des bobines 5 cent.) Expérience du 25 novembre 1893.

Ligne supérieure, gouttes de salive, 2 signal des excitations, 3 temps en secondes.

En A et B, quand on reprend l'excitation un moment interrompue l'écoulement est plus rapide.

Il y a donc quelque part dans l'appareil névroglulaire une fatigue qu'un très court repos suffit à dissiper. Cette fatigue ne réside pas dans le conducteur nerveux, mais dans les terminaisons, comme le montre l'action de l'atropine qui agit sur ces dernières. Si en

effet on en injecte une dose suffisante pour ralentir, sans la faire cesser, la salivation, le repos ne produit plus aucune suractivité.

III. — ALTERNATIVES D'ÉCOULEMENT

Lorsqu'on excite la corde du tympan d'une façon continue à l'aide de courants d'intensité fixe, l'écoulement n'est pas uniforme. Il y a des phases d'écoulement rapide avec d'autres de vitesse moindre.

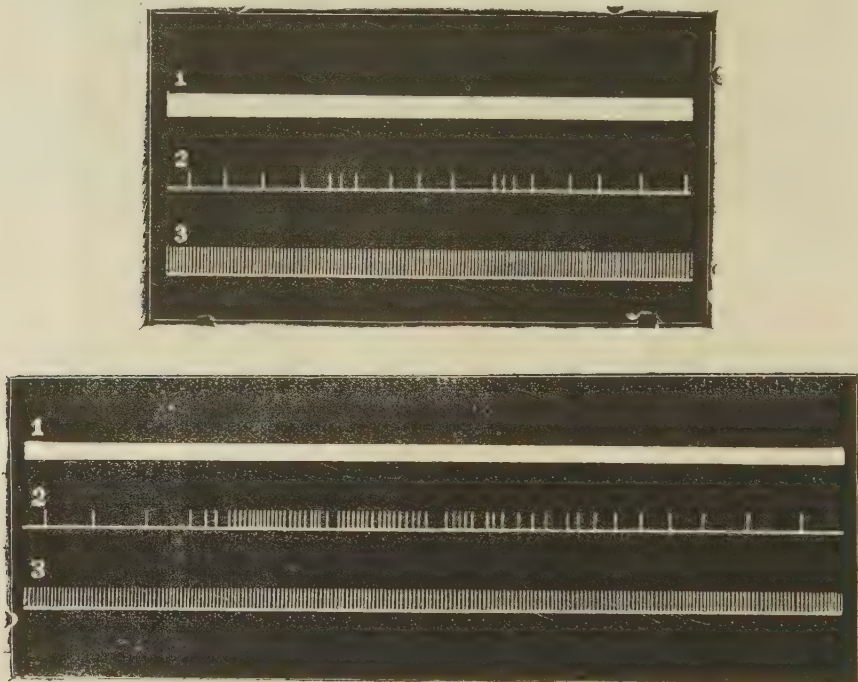


FIG. 4. — *Alternatives d'écoulement.*

Chien griffon, 13 kilogr., curarisé. — Excitation par courants induits (distance des bobines, 5 cent.), expérience du 6 décembre 1893.

1 Signal de l'excitation, 2 gouttes de salive, 3 temps en secondes.

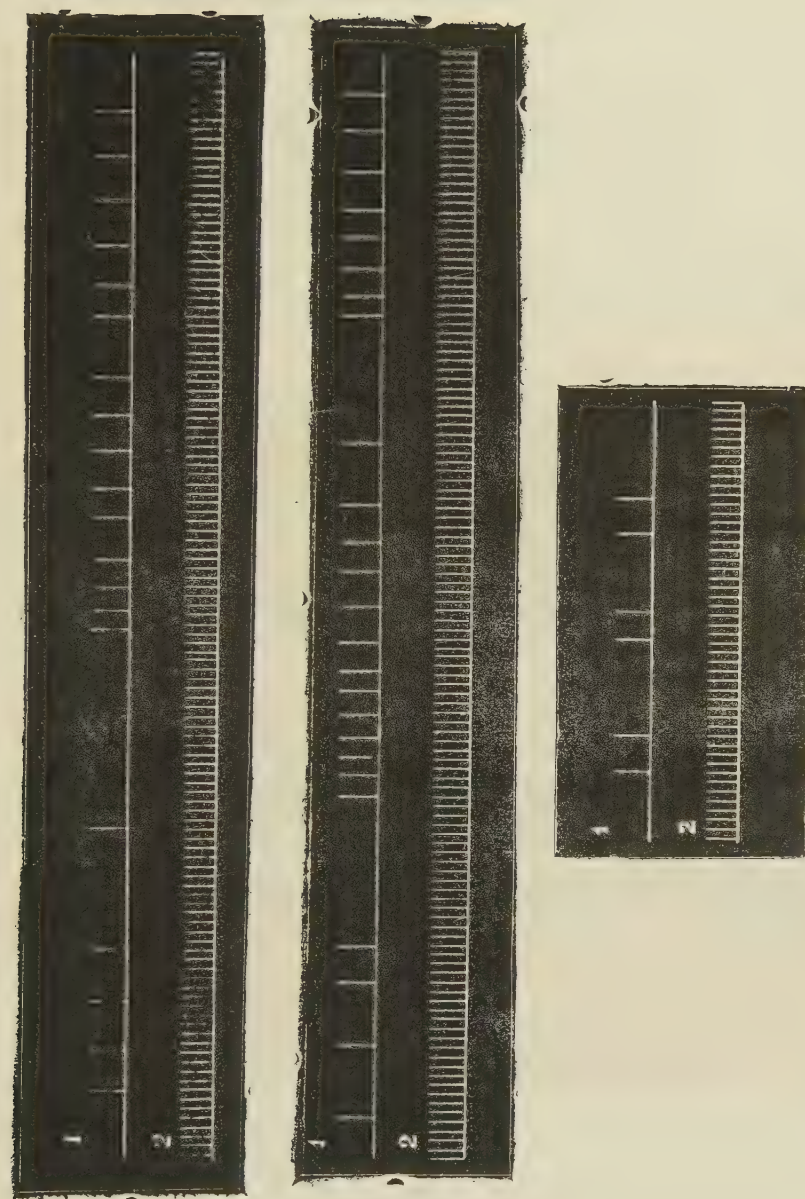


FIG. 5. — *Alternatives d'écoulement*

Chien bâtard, 15 kilogr. 500. — Bulbe sectionné, excitation par courants sinusoïdaux, 1 gouttes de salive, 2 temps en secondes.

Ces alternatives ne sont pas dues à l'inconstance de la pile ni à des modifications de contact qui pourraient se produire dans l'appareil à chariot. On les observe aussi bien lorsqu'on se sert d'un appareil à courants sinusoïdaux tournant d'une manière uniforme.

Quelquefois, une période accélérée, unique, arrive tout à coup pendant un écoulement modéré; d'autres fois, il y a à intervalles réguliers quelques gouttes tombant rapidement.

Jesais que M. Gley a observé autrefois, dans des expériences qu'il n'a pas publiées, le même phénomène.

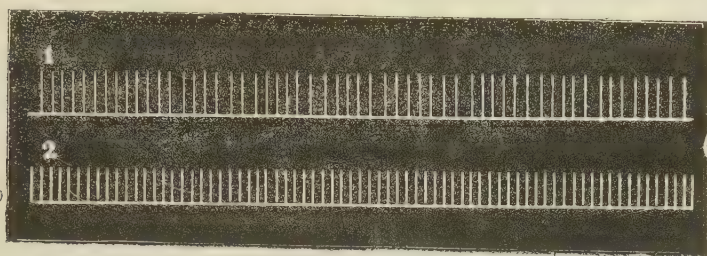
IV. — RÉSISTANCE A L'ÉPUISEMENT DE LA CORDE DU TYMPAN

J'ai déjà signalé plus haut qu'en employant une excitation convenable, on n'arrivait pas à faire cesser l'écoulement salivaire. Il peut persister un temps très considérable.

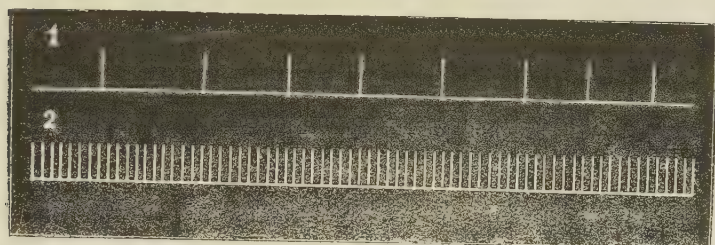
Dans une expérience faite sur un chien curarisé, l'excitation faite à l'aide des courants d'induction, la distance des bobines étant de 5 centimètres, détermina la salivation pendant trois heures et quart; elle ne cessa qu'avec la mort de l'animal. La quantité totale de salive recueillie fut de 80 centimètres cubes.

Une autre expérience dura 10 heures et au bout de ce temps, l'écoulement de salive était encore assez abondant. L'animal employé était un chien bâtard de 15 kilogr. 500, auquel on pratiqua la section du bulbe. La corde du tympan était excitée à l'aide des courants sinusoïdaux. La quantité totale de salive recueillie fut de 210 centimètres

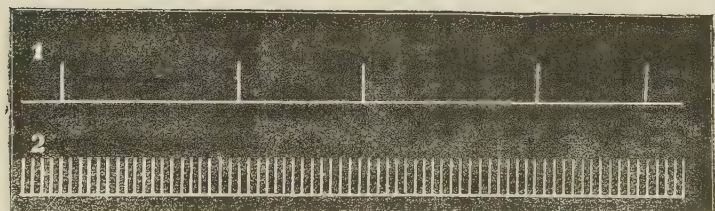
cubes. Je donne ici le tracé de l'écoulement salivaire, au début, au milieu et à la fin de l'expérience et une représentation graphique de sa vitesse aux divers moments



A



B



C

FIG. 6.

Excitation continue (courants sinusoïdaux) de la corde du tympan.

Écoulement salivaire : A au début, B après 5 heures, et C après 10 heures d'expérience. 2 février 1894.

1 gouttes de salive, 2 temps en secondes.

On voit que la salivation, d'abord extrêmement intense, décroît rapidement pendant la première heure ; mais qu'ensuite elle varie très peu pendant les neuf heures suivantes. L'intensité d'écoulement initial est sans doute due à l'expulsion de la salive préformée dans les cellules glandulaires. Une fois la réserve épuisée, l'écoulement reste à peu près constant (Fig. 7).

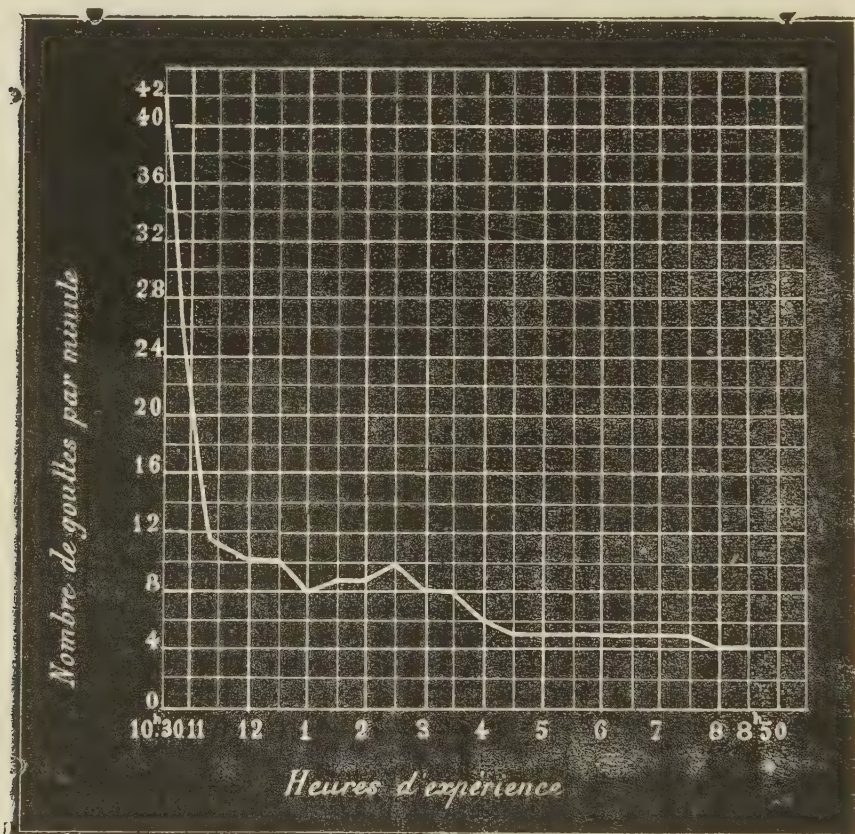


FIG. 7.

Courbe représentative des variations de l'écoulement salivaire produit par une excitation de la corde du tympan prolongée pendant 10 heures. (12 février 1894).

Il faut aussi, comme on l'a vu, attribuer aux terminaisons nerveuses une grande partie de la fatigue produite. Dans tous les cas, il est incontestable que le cordon nerveux, après 10 heures d'action consécutives est encore capable de transmettre l'excitation. Il est remarquable que ni les terminaisons, ni la glande ne s'épuisent complètement par le travail excessif qui leur est imposé.

L'examen du tracé II (expérience du 4 février 94, page 19) montre nettement que le ralentissement de l'écoulement salivaire n'est pas dû à la fatigue du nerf. La sécrétion avait été arrêtée par l'atropine pendant 40 minutes ; au bout de ce temps, elle reparut lentement d'abord, puis en s'accélégrant et tendant à atteindre sa vitesse primitive. Ce temps de 40 minutes correspondant précisément à celui où l'on observe une chute rapide de la courbe de l'écoulement ; on voit que cette chute a pour cause l'état de la glande et des terminaisons, et nullement la fatigue du nerf.

V. — DURÉE DE L'EFFET VASODILATATEUR DE L'EXCITATION PROLONGÉE DE LA CORDE

L'aspect des glandes sous-maxillaires, dont une partie était fixée à l'issue de l'expérience, pour servir à l'examen histologique, fut toujours très différent. Tandis que celle non excitée était blanche, à peine rosée, l'autre était très rouge et de consistance plus ferme.

Je voulus voir si la vasodilatation s'effectuait de la même façon que la sécrétion, et j'instituai dans ce but un certain nombre d'expériences.

Je tentai d'abord d'enfermer la glande sous-maxillaire dans un oncomètre, afin de pouvoir inscrire les changements de volume qu'y produisaient les modifications de l'apport sanguin. J'y suis parvenu dans quelques cas (Fig. 8), mais dans d'autres j'échouai, et en voici la raison :

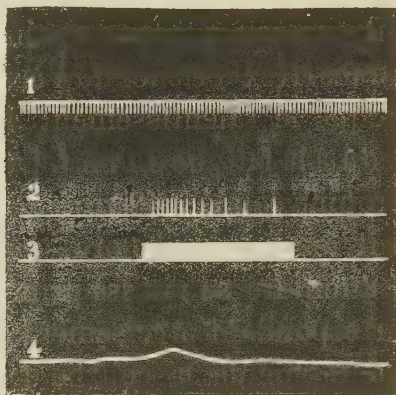


FIG. 8.

Changements de volume de la glande sous-maxillaire placée dans un oncomètre.

Chien griffon, 13 kilogs, curarisé. — Courants induits (expérience du 3 avril 1894).

1 temps en secondes, 2 gouttes de salive, 3 signal de l'excitation, 4 oncomètre.

tandis que les nerfs, l'artère et le conduit excréteur abordent la glande par un hile situé à sa portion supéro-interne, les veines sont le plus souvent multiples, la plus volumineuse partant du pôle opposé pour se jeter ensuite dans la jugulaire. Dans de semblables cas, l'introduction de la glande sous-maxillaire dans la capsule oncométrique ne permettait plus la circulation et la sécrétion cessait.

J'ai alors simplement introduit une canule dans l'une

des veines, noté le nombre de gouttes de sang qui s'écoulaient en un temps donné avant et après excitation de la corde, et cherché à voir si l'intensité de l'écoulement diminuait après cessation de cette excitation.

Afin de conserver une trace écrite des résultats obtenus, j'employai encore les deux dispositifs suivants, en usage au laboratoire de M. François-Franck, au Collège de France, où je fut autorisé avec une extrême obligeance à exécuter quelques expériences.

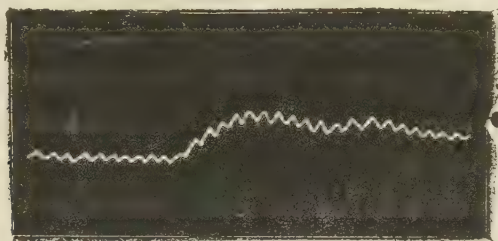


FIG. 9.

Augmentation de pression dans la veine au moment d'une excitation sinusoïdale de la corde. (Expérience du 13 février 1894. — Chien bâtard de 23 kilogr.).

Le premier consiste à prendre une pression dans la veine, au moyen d'un manomètre chargé de solution physiologique. La branche en relation avec la veine communique d'autre part avec un réservoir d'où s'écoule goutte à goutte la solution. Celle-ci passe dans la veine, et au moyen de cette sorte de lavage du sang on évite, pendant assez longtemps, la formation d'un caillot dans la canule. L'écoulement ne retentit pas sur l'autre branche du manomètre qui est en relation au moyen d'un tube à air avec un tambour enregistreur.

Enfin le dernier mode d'expérimentation employé, et c'est celui qui m'a donné les meilleurs résultats, consiste à fixer sur la sous-maxillaire un petit réservoir à air fermé par une lame de caoutchouc et qu'on relie à un tambour. C'est l'appareil qu'ont imaginé MM. Hallion et Comte pour leurs recherches sur la circulation capillaire (1).

Un réservoir identique était placé à côté du premier dans l'étuve afin d'inscrire les changements de volume dus aux modifications de la température et de la pression, s'il en était survenu.

Les deux premiers des tracés ci-joints montrent la façon dont se manifeste l'effet vasodilatateur lorsqu'on l'inscrit au moyen de la pression veineuse et de l'oncomètre (Fig. 8 et 9).

La pression n'a pas pu être prise d'une façon assez prolongée pour donner des résultats concernant la fatigue. Le tracé des changements de volume indique au moment de l'excitation de la corde une augmentation de la glande, due à la vasodilatation, mais de courte durée et bientôt suivie d'une diminution, due à l'expulsion de la salive. Lorsqu'on cesse l'excitation, la ligne des changements de volume n'est pas modifiée.

Il faut donc, après une excitation prolongée, l'arrêter un instant, pour voir si en la recommençant après un repos on a de nouveau l'effet vasodilatateur.

Le troisième tracé montre la persistance d'un tel effet après une excitation sinusoïdale ayant duré deux heures et demie (Fig. 10).

(1) Archives de physiologie, avril 1894, p. 381.

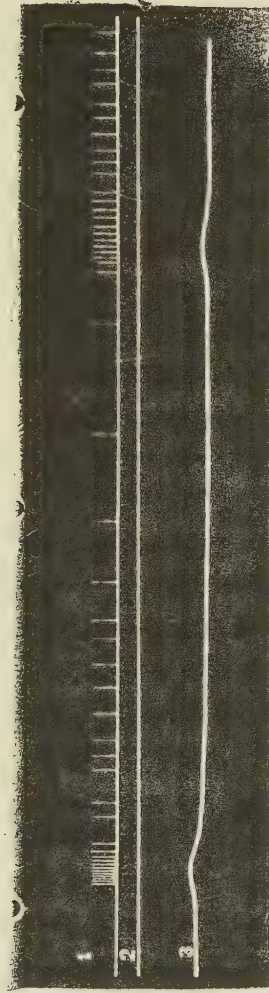


FIG. 10.

Changements de volume de la glande, enregistrés au moyen de l'appareil de MM. Hallion et Comte.

Chien bâtard, 8 kilogs. — Courants sinusoïdaux (expérience du 24 avril 1894).

1 gouttes de salive, 2 appareil témoin, 3 changements de volume de la glande.

CHAPITRE IV

Discussion

Il résulte des expériences précédentes qu'un nerf, la corde du tympan, peut être excité d'une façon continuelle pendant fort longtemps sans cesser d'être actif. Cette activité se manifeste par un double effet : sécrétion et vasodilatation, et ces deux phénomènes sont bien dûs à l'excitation, puisque, si l'on vient à la faire cesser, ils disparaissent aussitôt.

Dans nos expériences il n'y a pas de moyen artificiel qui vienne compliquer l'interprétation. Il semble donc qu'elles doivent échapper aux objections qu'a faites Herzen aux méthodes antérieures.

Si l'on conclut, avec cet auteur, que les nerfs moteurs sont rapidement fatigables, faut-il admettre que les nerfs sécrétoires sont totalement différents? Cela est peu probable. L'influx nerveux semble avoir partout la même nature; ses effets ne diffèrent que par les organes auxquels ils s'adressent. Une même excitation est perçue contact, lumière ou son parce que la peau, l'œil ou l'oreille n'offrent pas la même structure; une même excitation produit un mouvement, une sécrétion, parce qu'elle se rend à des organes différents.

Mais si nous voulons étendre nos résultats, et dire d'une manière générale : *le nerf* s'épuise difficilement, il nous faut tout d'abord examiner les arguments d'Herzen et voir si toutes les expériences faites sur les nerfs moteurs méritent la critique qu'il en a faite.

Lorsqu'on excite un nerf moteur d'une façon continue, on voit les muscles entrer d'abord en tétanos, puis la contraction s'affaiblit, il n'y a bientôt plus que quelques rares secousses, une trémulation envahit les fibres, puis tout rentre en repos. Pour Bernstein la contraction disparaît parce que le muscle est fatigué. Pour Herzen les fibres motrices du nerf seraient épuisées; les fibres inhibitrices agiraient seules et la contraction serait empêchée.

S'il existe, ce qui est probable, des fibres inhibitrices dans le sciatique, elles ont été excitées en même temps que les motrices. Pourquoi les unes seraient-elles fatiguées et les autres pas? Comment l'effet inhibitoire peut-il persister sans fatigue pendant une tétanisation prolongée? Et si par un artifice quelconque on arrive à supprimer l'effet inhibitoire, comment les fibres motrices deviennent-elles actives malgré une si longue excitation?

Herzen émet l'hypothèse que la « vibration inhibitoire » se propage en sens centripète et empêche l'activité des fibres motrices de se produire. Mais puisque la vibration inhibitoire se propage, le nerf ne s'épuise donc pas.

Que dans l'expérience précédente le repos du muscle soit produit par fatigue ou par inhibition, peu importe au point de vue qui nous occupe. Il y a activité du cordon

nerveux, décelée par la persistance de la variation négative.

Elle persiste aussi dans les expériences de Wedenskii et de Bowditch. Il ne semble pas y avoir de raison sérieuse pour croire que dans les expériences de ces auteurs le nerf n'est pas réellement actif. Les modifications électrotoniques doivent être peu considérables dans les expériences de Wedenskii qui se sert de courants faibles et alternatifs.

L'expérience d'Herzen peut être facilement conciliée avec les précédentes. On sait qu'elle consiste à déterminer chez un animal un violent tétanos strychnique, sauf dans une extrémité où l'on a sectionné le sciatique. On voit alors que le sciatique intact a notablement perdu son excitabilité tandis que les deux muscles droit et gauche ne diffèrent que fort peu.

C'est là une très ancienne expérience de Martin-Magron et Buisson (1); répétée ensuite par Vulpian (2). Ce physiologiste a montré que l'action curarisante que produisent les fortes doses de strychnine sur les terminaisons nerveuses se manifeste plus rapidement lorsque le nerf est excité. C'est pour cette raison que l'excitation du nerf intact n'est plus efficace alors que celle du nerf sectionné l'est encore; comme on peut l'observer facilement.

Cette explication serait sans doute rejetée par Herzen, qui distingue avec Schiff entre la contraction idiomuscu-

(1) *Mémoires de la Société de biologie*, 1858, p. 125 et *Journal de physiologie* de Brown-Sequard, 1859 et 1860.

(2) *Archives de physiologie*, 1870, p. 116 et *Substances toxiques*, p. 497.

laire et la contraction névromusculaire, qui est la contraction totale, physiologique du muscle. Cette dernière exigerait la présence de nerfs pour se produire. Quand ceux-ci seraient totalement dégénérés, on n'obtiendrait plus qu'une contraction locale limitée ; et cela à l'aide des seuls excitants chimiques ou mécaniques, le tissu musculaire étant inexcitable à l'électricité.

Comme le muscle du côté intact, chez l'animal strychnisé, est encore excitable à l'électricité et donne une contraction totale, les terminaisons nerveuses seraient encore excitables, et ce serait bien le tronc nerveux qui serait fatigué.

Nous ne pouvons pas discuter ici cette théorie, qui n'est pas admise par tous les physiologistes, mais nous croyons que, même en l'acceptant, on peut interpréter l'expérience d'Herzen de la même façon que celles de Wedenskii et Bowditch sur la faradisation prolongée du plexus lombaire, à savoir par un phénomène inhibitoire. Les fibres inhibitrices du sciatique intact n'ayant pas été excitées par la strychnine prendraient un effet prépondérant lors de l'excitation électrique. Le nerf serait inhibé et non épuisé.

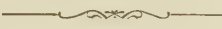
Il semble donc que toutes les expériences s'accordent pour démontrer que le nerf s'épuise difficilement. Il ne nous paraît pas qu'il y ait là, suivant l'expression d'Herzen : « une inconcevable exception à la loi biologique la plus générale, d'après laquelle tous les tissus vivants se décomposent d'autant plus qu'ils sont plus actifs ». Il serait inconcevable au contraire que le nerf se fatiguât plus vite que le muscle, qui accomplit un travail infiniment plus considérable.

Le travail du nerf est d'une telle petitesse que les recherches chimiques ou calorimétriques faites pour l'évaluer ont échoué. On peut attendre un meilleur résultat des expériences récemment entreprises par M. Charpentier sur la mesure de la résistance électrique apparente des nerfs (1).

En tous cas, un des faits signalés par notre maître semble montrer que le nerf se fatigue difficilement. Dans ses expériences la résistance n'est pas diminuée par une forte excitation ; le contraire arriverait nécessairement si l'activité diminuait.

Le nerf semble donc être capable de fonctionner fort longtemps, à condition de ne pas être altéré dans sa structure. C'est là qu'est la difficulté expérimentale. Tous nos excitants artificiels lèsent le nerf à un degré plus ou moins considérable. En présence des résultats obtenus par la vivisection, ne doit-on pas penser à une endurance plus grande encore du nerf vis à vis de son excitant naturel, encore inconnu, mais sans doute plus délicat ?

(1) Comptes-rendus de la Société de Biologie, 4 mai 1894, p. 341 et 348.



CONCLUSIONS

1° La corde du tympan reste capable de transmettre une excitation pendant un temps fort long.

2° L'épuisement de l'appareil neuroglandulaire se produit rapidement pour de faibles courants d'induction ; on ne l'observe pas quand les courants sont suffisamment forts.

3° Une sécrétion ralentie par une longue excitation reprend son activité première après un très court repos. La fatigue réside principalement dans les terminaisons nerveuses.

4° Une excitation constante produit parfois un écoulement irrégulier, des phases accélérées alternant avec des phases ralenties.

5° L'excitation prolongée de la corde produit un effet vasodilatateur de longue durée.

Vu par le Président de thèse,

Nancy, le 8 mai 1894.

A. CHARPENTIER.

Vu et permis d'imprimer :

Nancy, le 8 mai 1894.

Le Recteur,

A. GASQUET.

